昆虫学报 Acta Entomologica Sinica，August 2004，47(4)：515－521 ISSN 0454-6296

寄生蜂抗药性研究进展

吴　刚[1]，江树人[2]

（1. 福建农林大学植物保护学院，福州　350002；2. 中国农业大学理学院应用化学系，北京　100094）

摘要：植物-植食性昆虫-寄生蜂三级营养结构之间由于长期相互适应和协同进化，产生了一系列独特的相互关系。选择压力将对害虫和寄生蜂的抗药性演化产生影响，但由于寄生蜂具有与植食性昆虫不同的生物学及生态学特性，选择压力对害虫和寄生蜂抗药性演化的影响作用也是不同的。研究结果表明，除体外杀虫剂对寄生蜂的直接汰选因素外，进入寄主昆虫体内的杀虫剂成分、寄主昆虫取食不同植物的特有成分以及气候因子等均会对寄生蜂的抗药性演化产生影响。

关键词：寄生蜂；抗药性；演化；选择压力

中图分类号：Q965.9　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2004)04-0515-07

Advances in evolution of insecticide resistance in parasitoid wasps

WU Gang[1]，JIANG Shu-Ren[2]（1. Department of Plant Protection，Fujian Agriculture and Forestry University，Fuzhou 350002，China；2. Department of Applied Chemistry，China Agricultural University，Beijing 100094，China）

Abstract：Specific interactions were involved in host plant-herbivore-parasitoid system based on the adaptive strategies and coevolution on tritrophic interactions. The evolution of insecticide resistance in both herbivore and parasitoid wasps was affected by selection pressure. However，different evolution models of insecticide resistance might exist in parasitoids and herbivores with different biological and ecological characteristics. The present results showed that the evolution of insecticide resistance in parasitoids could be affected either directly by exposing to the spray in the field，or indirectly by the factors including the insecticides penetrated into the body of host insects，plant allelochemicals fed by host insects，and climatic factors.

Key words：Parasitoid wasp；insecticide resistance；evolution；selective pressure

关于害虫抗药性的研究比较系统和深入，结果也颇丰，而关于寄生蜂抗药性的研究虽然近十多年来逐渐增多，但不够深入。有关天敌昆虫抗药性或杀虫剂对寄生蜂的影响方面的研究，国外 Croft 和 Brown（1975）、Croft（1977）、Croft 和 Strickler（1983）及 Wright 和 Verkerk（1995），国内唐振华和黄刚（1980）、李元喜和刘树生（2001）以及冯涛等（2002）已有综述，但尚未见专门关于寄生蜂抗药性研究进展的综述。由于寄生蜂特殊的生物学和生态学特性，其自身对环境的适应能力及所面临的与抗性形成有关的选择压力与寄主害虫有很大差异，因此需要研究选择压力对寄生蜂抗性演化的影响机制，鉴于此，作者就近年来的国内外相关研究进展综述如下。

1　杀虫剂对寄生蜂抗药性的直接汰选

Croft（1977）报道，相对于植食性昆虫来说，天敌不易产生抗药性，其中寄生性天敌产生抗药性的能力更不如捕食性天敌，至 1976 年，产生抗药性的害虫已经有 364 种，而产生抗药性的天敌只有 12 种，其中 7 种是植绥螨，3 种是室内筛选的小茧蜂，以及野外筛选的瓢虫和寄生蝇各 1 种；而且，捕食螨伪钝绥螨 *Amblyseius fallacis* 对有机磷和氨基甲酸酯杀虫剂的抗性水平远高于长体茧蜂 *Macrocentrus ancylivorus*、茧蜂 *Bracon mellitor* 和印巴黄金蚜小蜂 *Aphytis melinus*。据 Georghiou（1986）统计，在已知的对一种或多种杀虫剂产生抗药性的昆虫和螨类中，产生抗药性的天敌比例小于 3%。由于杀虫剂的长

基金项目：福建省自然科学基金项目（B0410016）；福建省科技厅科技项目（2001Z146）

作者简介：吴刚，男，1958 年生，福建人，博士，副教授，从事昆虫毒理学和抗药性研究，Tel.：0591-3769631，E-mail：newugan@163.com

收稿日期 Received：2003-07-26；接受日期 Accepted：2003-11-03

期和大量使用,可以设想寄生蜂也可能产生较高的抗药性。田间贝氏潜蝇姬小蜂 *Diglyphus begini* 对杀线威、灭多威、氰戊菊酯和氯氰菊酯的最大抗性倍数分别为 20 倍、21 倍、17 倍和 13 倍,是极少数寄生蜂中对菊酯类杀虫剂产生高抗性的寄生蜂,LC_{50} 值超过田间使用浓度(Rathman *et al*.,1990)。田间米象金小蜂 *Anisopteromalus calandrae* 对马拉硫磷具 1 240 倍抗性,但米象金小蜂对马拉硫磷的抗性在室内脱离选择压力 23 代后仍是稳定的;田间茧蜂 *Bracon hebetor* 在室内饲养 21 代后,对马拉硫磷的抗性与 F_6 代没有明显差别,这可能表明该茧蜂在室内饲养 15 代后,抗性水平仅有轻微下降(Baker, 1995)。田间贝氏潜蝇姬小蜂于室内饲养 10 个月不接触杀虫剂,雌蜂对氰戊菊酯的 LC_{50} 值显著下降,但雄蜂下降不显著;贝氏潜蝇姬小蜂的抗性稳定性不低于三叶草斑潜蝇 *Liriomyza trifolii*(Spollen and Hoy, 1995)。短期脱离选择压力后,F_{11} 代菜蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae* 对甲胺磷的抗性水平显著下降(吴刚和江树人,2003a)。将抗性稳定性较好的寄生蜂用于害虫综合治理是很有意义的。也有学者试图在室内选育抗性寄生蜂用于生物防治,但这方面的研究报道尚少(Hoy, 1993)。

通常,杀虫剂对寄生蜂及其寄主害虫的选择性差异很大。一般地说,非选择性杀虫剂对寄生蜂高毒,而选择性杀虫剂如 Bt 和昆虫生长调节剂对寄生蜂低毒。但应注意到,不同类型的杀虫剂对不同寄生蜂的选择毒性差异也较大。此外,杀虫剂对寄生蜂的毒力因昆虫发育期不同而有差异,一般来说,以成虫期对杀虫剂最为敏感;幼虫期的致死作用主要取决于杀虫剂对寄主的毒力,对杀虫剂敏感度低于成虫;而由于蛹壳的存在,蛹期是对杀虫剂最不敏感的时期。就成虫而言,有机磷、氨基甲酸酯类、拟除虫菊酯类及杂环类杀虫剂对寄生天敌毒性高;而生长调节剂对幼虫期寄生天敌毒性高,杂环类杀虫剂对幼虫期、蛹期、成虫期寄生天敌毒性都高(Croft and Brown, 1975;李元喜和刘树生,2001)。杀虫剂对捕食性与寄生性天敌昆虫的安全性评价是杀虫剂环境风险评价的重要组成部分,也是协调化学防治与生物防治对有害生物进行综合治理的重要依据,自 20 世纪 90 年代以来,欧洲植物保护联盟对相关的理论和监测标准进行了研究,并制定了相应的评价体系(OEPP/EPPO, 2003)。

用药对策对害虫和寄生蜂生态系统有很大影响,合理用药和使用选择性杀虫剂可以减少寄生蜂的损失。Saito 等(1996)的研究表明,使用非选择性杀虫剂氯菊酯、灭多威、醚菊酯和丙硫磷防治三叶草斑潜蝇,由于寄生蜂受到伤害而控制作用削弱,斑潜蝇不久便又暴发成灾,而使用噻嗪酮、达螨灵、三氯杀螨醇、唑螨酯、苯丁锡及氟虫脲等对寄生蜂并没有影响,三叶草斑潜蝇种群继而得到控制。Saito 等(1996)的结果还表明,应用非选择性杀虫剂后一个月以上寄生蜂才能恢复。Schuster 等(1979)在美国佛罗里达进行了杀线威对美洲斑潜蝇和寄生蜂影响的研究,结果表明按常规用药量 59.9 g/100 L,每周施药 2 次不仅美洲斑潜蝇的种群密度没有下降,反而使丽潜蝇姬小蜂等寄生蜂的羽化数量显著下降;当杀线威用药量降至 30 g/100 L 时,则寄生蜂不受影响,同时美洲斑潜蝇种群数量也降低到危害水平之下。阿维菌素可有效防治小菜蛾,但对菜田蜘蛛毒性较强,对菜蛾绒茧蜂的毒性较小,由于菜田防治区的部分主要害虫和天敌的数量受到抑制,群落多样性指数与对照相比处于低值水平,说明阿维菌素对菜田害虫-天敌群落结构和稳定性有较大干扰作用(许方程等, 2000)。在马来西亚 Cameron Highland 地区引进半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* 和颈双缘姬蜂 *Diadromus collaris* 防治小菜蛾后的一段时间内,由于使用化学农药仍然是主要的防治手段,菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae* 的寄生率一直高于半闭弯尾姬蜂和颈双缘姬蜂,但当停用化学农药而改用 Bt 后,半闭弯尾姬蜂的寄生率迅速上升,成为优势寄生蜂(Ooi, 1990),这可能反映出不同种寄生蜂对不同杀虫剂耐药性及抗性潜能的差异性。

2 亚致死剂量杀虫剂对寄生蜂的影响

由于通常寄生蜂的耐药性远低于寄主害虫,因此,亚致死剂量杀虫剂作为一种温和的选择压力在寄生蜂抗药性演化中可能具有重要作用。应松鹤(1988)的研究结果表明,接触拟除虫菊酯杀虫剂后,部分已击倒不动的蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 和菜粉蝶绒茧蜂的重寄生蜂啮小蜂 *Tetrastichus* sp. 有复苏现象。通常,在常规的田间防治剂量下,寄生蜂难于存活下来,但菜蛾绒茧蜂短时间(1 小时)接触乙酰甲胺磷、氰戊菊酯、氯氰菊酯、阿维菌素和氟虫腈的 LC_{50} 值高于田间防治剂量,且对氰戊菊酯、氯氰菊酯和丁硫克百威的击倒作用具很强的恢复能力,这可能是菜蛾绒茧蜂对上述杀虫剂产生抗性的

一个重要原因(吴刚和江树人,2004a)。与害虫中的情况相似,亚致死剂量杀虫剂虽不能直接杀死寄生蜂,但可影响其行为及生理适合度,从而间接影响寄生蜂的抗药性演化(李元喜和刘树生,2001;El-Ghar and El-Sayed, 1992)。亚致死剂量马拉硫磷会影响跳小蜂 *Encyrtus saliens* 的行走速度、杀虫脒会影响茧蜂 *Bracon mellitor* 的蜜水取食量(Kenneth, 1988)。亚致死剂量抗蚜威、氯氰菊酯和乐果会影响菜蚜茧蜂对寄主萝卜蚜 *Lipaphis erysimi* 的搜索行为,改变其对寄主的功能反应模型,严重地减弱了菜蚜茧蜂对寄主的攻击能力(古德就等, 1991)。某些生物源活性物质及昆虫生长调节剂对寄生蜂的短期影响可能是低毒的,但可造成寄生蜂生长发育受阻。用印楝油点滴菜蛾绒茧蜂茧,成虫羽化受显著抑制,高浓度时不羽化,由处理的茧羽化的成虫寿命下降,但形态上不发生畸形(Loke *et al*.,1992)。

3 进入寄主昆虫体内的杀虫剂对寄生蜂抗药性演化的影响

除了田间用药措施直接对寄生蜂进行汰选的因素外,进入寄主害虫体内的杀虫剂也可能对寄主体内寄生蜂的抗药性形成产生重要影响,而寄主害虫种群密度及抗性机制的改变又将影响人类的用药管理措施,从而进一步影响到害虫与天敌的抗药性演化。小菜蛾抗药性对菜蛾绒茧蜂生物学特性有显著影响(李元喜等, 2002a);通过施药于体内有寄生蜂的小菜蛾幼虫,可以获得氰戊菊酯抗性寄生蜂,这表明寄主体内的杀虫剂将对寄生蜂抗药性产生显著影响(李元喜等, 2002b)。这种寄主害虫抗药性对寄生蜂的影响还可见于抗 Bt 小菜蛾对菜蛾绒茧蜂结茧率的影响(Chilcutt and Tabashnik, 1997)。不同杀虫剂作用于寄主昆虫对寄生蜂的生长发育有显著影响,如小菜蛾和菜粉蝶取食氟虫脲后,菜蛾绒茧蜂、啮小蜂 *Tetrastichus sokolowskii* 和蝶蛹金小蜂羽化率显著低于对照组,表明氟虫脲进入寄主体内后可显著影响这两种寄生蜂的生长发育,但小菜蛾和菜粉蝶取食氟虫脲后,菜蛾绒茧蜂寄生率显著高于对照组,深入的机制尚不清楚(朱树勋和邹丰, 1993)。

Wright 和 Verkerk (1995) 认为产生抗药性的寄主对寄生蜂的影响取决于寄主害虫抗性机制的性质,抗性寄主可因加快对杀虫剂的代谢而保护体内的寄生蜂,也可因靶标敏感性的改变(变得更不敏感)而导致田间杀虫剂使用的增加,后者对体内寄生蜂是不利的。无论哪一种情形,体内杀虫剂均构成对寄生蜂的选择压力。监测结果证实,小菜蛾和菜蛾绒茧蜂乙酰胆碱酯酶(AChE)不敏感性呈相关变化,而两种昆虫对有机磷杀虫剂的抗性都与 AChE 不敏感性有关(吴刚等,2002)。我们认为,寄生蜂通常难于在常规的防治剂量下生存下来,幸存的寄生蜂主要来自附近未喷药区、田间杂草、短时间触药后逃离喷药区以及于喷药前已寄生于寄主体内的寄生蜂。通常,寄主害虫抗性水平越高,田间的防治剂量也越高,进入寄主害虫体内的杀虫剂的浓度也就越高,对寄生于寄主害虫体内的寄生蜂的选择压力也越大。因此,在田间除存在杀虫剂对寄生蜂的直接汰选因素外,进入寄主害虫体内的杀虫剂也将影响寄生蜂的抗药性演化。

4 寄主昆虫取食不同植物对寄生蜂适合度的影响

许多实验证实,寄主昆虫取食不同植物会影响寄生蜂的寄生率及生物学特性(Verkerk and Wright, 1997; Kalule and Wright, 2002; 李欣等,2002),这涉及到植物-植食性昆虫-寄生蜂的信息联系及协同进化。近年的研究新进展如植物释放互益素或植食性昆虫释放利它素以吸引寄生蜂引起了学术界的广泛关注。此外,植物次生物质会影响植食性昆虫解毒代谢能力和对杀虫剂的敏感性,而取食不同寄主植物的植食性昆虫也可影响寄主天敌的生理适合度,进而影响到寄生蜂的抗逆性及寄生效能。McDougall 等(1988)证实,与对照相比,取食含有 2 种植物次生物质(α-terthienyl 和黄连素 berberine)的欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 幼虫的发育、化蛹及成虫羽化率显著下降;取食 α-terthienyl 的玉米螟与取食黄连素的玉米螟相比,前者对寄生蜂化蛹及成蜂羽化的抑制作用比后者更为显著;在欧洲玉米螟、姬蜂幼虫、羽化的成蜂及其茧中均检测到 α-terthienyl 及其一种代谢产物,但未检测到黄连素。一种芹菜中的次生物质线形呋喃香豆素(furanocoumarins)对粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 无不利影响,但对其寄生蜂跳小蜂 *Copidosoma floridanum* 产生不利影响(Reitz and Trumble, 1996)。饲喂豇豆胰蛋白酶抑制剂(CpTI)及其转基因植物不仅对植食性害虫 *Lacanobia oleracea*(一种夜蛾),而且对其寄生蜂姬小蜂 *Eulophus pennicornis* 均产生不利影响(Bell *et al*., 2001)。木薯 *Manihot esculenta* 的 2 个栽培品种,木薯和橡胶木

薯 *Manihot glaziovii* 的杂交后代及土人参 *Talinum triangulare*，这 4 种植物对木薯粉蚧 *Phenacoccus manihoti* 具不同抗生性，并会影响木薯粉蚧寄生蜂 *Apoanagyrus lopezi* 的生物学特性，如寄生率、包囊作用、羽化率、个体大小和性比等（Souissi and Rü，1998）。对转 Bt 基因油菜抗性或敏感的小菜蛾将影响菜蛾绒茧蜂与小菜蛾之间的关系（Schuler *et al*.，1999）。转 Bt 基因抗虫棉田齿唇姬蜂 *Campoletis chlorideae* 和斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis* 对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的寄生率低于常规棉田（杨益众等，2002）。

Vass 等（1993）通过对黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 被两种寄生蜂 *Leptopilina boulardi* 和窄室反颚茧蜂 *Asobara tabida* 寄生后的免疫能力及寄生敏感性的比较研究，证实对寄生免疫反应具抗性的品系对 2 种寄生蜂卵可形成囊状包被物，其血淋巴中可检测到 5，6-dihydroxyindole（DHI）和 N-acetylarterenone（NAA），而对 *L*. *boulardi* 寄生作用敏感的品系不含这种物质；被寄生的敏感品系寄主的血淋巴中儿茶酚胺（catecholamine）含量与未被寄生的对照相似；这种被寄生的敏感性对 *L*. *boulardi* 具种的专一性，因为对 *L*. *boulardi* 寄生作用敏感的品系具抗 *A*. *tabida* 寄生的高度免疫反应机制，当被 *A*. *tabida* 寄生时，在敏感品系中也像抗性品系一样检测到 DHI 和 NAA。这些研究结果证实了涉及到各种互惠的细胞、分子及生物化学策略的寄主昆虫与寄生蜂之间协同进化的复杂性。植食性昆虫-寄生蜂的免疫反应机制会影响到寄生蜂的生理适合度，这或许会间接影响其抗药性演化，但确切的结论尚需通过进一步的实验结果来证实。

5 气候因子对寄生蜂抗药性演化的影响

许多实验结果表明，气候因子（温度、湿度及光周期）的变化均会影响寄生蜂的生物学及生态学特性而影响寄生蜂的抗药性演化。蚜虫寄生蜂与蚜虫及小菜蛾寄生蜂与小菜蛾种群密度受环境气候条件影响，且呈相关变动（Langer *et al*.，1997；吴梅香和尤民生，2002）。作者 1998 ~ 2003 年的监测结果显示，菜蛾绒茧蜂和小菜蛾的甲胺磷抗性及 AChE 的 K_i 值呈相关性变动，且春季和秋季两种昆虫的甲胺磷抗性及 AChE 的不敏感性显著高于夏季，两种昆虫甲胺磷抗性的季节性变动与田间小菜蛾和菜蛾绒茧蜂种群密度的季节性变动有关；夏季的低抗性水平与夏季高温季节因小菜蛾种群密度极低、杀虫剂选择压力下降有关，也可能与高温下田间两种昆虫种群中抗性个体适合度降低而被汰选有关（待发表资料）。由于环境温度的变化可显著影响小菜蛾的解毒酶及 AChE 敏感性（吴刚和江树人，2004b），因此推测环境温度的变化也可能影响寄生蜂的抗性机制。研究结果还证实夏季高温会显著增加敌敌畏对小菜蛾、菜缢管蚜、菜蛾绒茧蜂、颈双缘姬蜂和菜蚜茧蜂 AChE 的抑制作用，但高温对寄生蜂 AChE 的影响大于对害虫 AChE 的影响，这在进化上对寄生蜂的抗药性发展是不利的（吴刚和江树人，2003b）。

6 寄生蜂抗药性机制的研究

迄今，有关寄生蜂抗药性机制方面的报道仍不多。已报道的有米象金小蜂对马拉硫磷的抗性与特异性马拉硫磷羧酸酯酶（CarE）活性增加有关，而抗性和敏感品系的总酯酶、磷酸酯酶、谷胱甘肽-S-转移酶（GST）、P450 单加氧酶活性差异不大（Baker *et al*.，1998），米象金小蜂对马拉硫磷的抗性方式为单基因半显性（Baker *et al*.，1997）。Zhu 等（1999a，1999b）证实米象金小蜂对马拉硫磷的抗性与特异性马拉硫磷羧酸酯酶的基因突变（$Trp^{220} \rightarrow Gly^{220}$）有关，并且该突变与抗性连锁。在麦蛾茧蜂 *Habrobracon hebetor* 中，抗性品系总酯酶显著低于敏感品系的，而特异性马拉硫磷羧酸酯酶、GST、P450 单加氧酶、P450 含量以及 AChE 对马拉硫磷的敏感性在抗性和敏感品系之间差异不大，对马拉硫磷的抗性机制与酯酶 E3 活性增加及酯酶 E1 和 E2 的无效等位基因有关（Perez-Mendoza *et al*.，2000）。菜蛾绒茧蜂和半闭弯尾姬蜂的多功能氧化酶（MFO）及 GST 活性均远低于小菜蛾；菜蛾绒茧蜂和小菜蛾的 CarE 活性相近，并远高于半闭弯尾姬蜂（Chiang and Sun，1991）。菜蛾绒茧蜂对氰戊菊酯的抗性可能与 MFO 活性升高有关，而与羧酸酯酶和总酯酶的活性无关（李元喜等，2002b）。菜蛾绒茧蜂对有机磷杀虫剂、菜蚜茧蜂对甲胺磷和灭多威的抗性与不敏感的 AChE 及解毒酶的解毒代谢有关（吴刚等，2002；吴刚和江树人，2003a）。菜蛾绒茧蜂和菜蚜茧蜂 AChE 对正常底物的亲合性、V_{max} 和 K_i 值远高于其寄主害虫小菜蛾和菜缢管蚜（吴刚等，2002；吴刚和江树人，2003a）的。增效剂胡椒基丁醚（PB）可显著增加菜蛾绒茧蜂对有机磷和拟除虫菊酯杀虫剂的敏感

性(Feng and Wang，1984)，脱叶磷(S，S，S- tributyl phosphorotrithioate，DEF)对茧蜂 *Bracon hebetor* 的马拉硫磷敏感性具显著增效作用(Baker *et al*.，1995)。PB、磷酸三苯酯(TPP)和马来酸二乙酯(DEM)均可显著增加田间抗性菜蛾绒茧蜂和菜蚜茧蜂对有机磷、氨基甲酸酯和拟除虫菊酯杀虫剂以及阿维菌素、锐劲特和吡虫啉的敏感性(吴刚和江树人，2003c；Wu and Jiang，2004a)。由于增效剂可以显著增加寄生蜂对杀虫剂的敏感性，因此在害虫抗性治理中应谨慎使用。

7 结语

植食性昆虫抗药性的形成，除涉及到杀虫剂对害虫抗性的直接汰选作用外，植物次生物质可诱导植食性昆虫的解毒酶活性，从而导致植食性昆虫对杀虫剂的耐药性增强，尤以多功能氧化酶活性增强为最重要，而且植物次生物质诱导的解毒酶系种类与参与杀虫剂代谢的酶系相同或相近(Brattsten *et al*.，1977；Ahmad *et al*.，1986)。此外还有许多合成的化合物及杀虫剂可以诱导昆虫体内的解毒酶系活性(Brattsten *et al*.，1977；Terriere，1984)。Mullin (1986)证实，几种寄生蜂的解毒酶活性显著低于植食性昆虫的，这可能与寄生蜂体内解毒酶系统缺乏前适应诱导有关。产生抗性的寄生蜂在种类和数量上均远低于抗性害虫，而且，一般地说，寄生性天敌昆虫的耐药性远低于捕食性天敌昆虫的，对此，Croft 等认为寄生蜂的解毒酶系由于寄生特性而对环境的选择压力缺乏前适应性，并在遗传上缺乏变异性，这可能限制了寄生蜂的抗性发展(Croft and Brown，1975；Croft and Strickler，1983)。

从上述研究结果可以看出，植物-植食性昆虫-寄生蜂三级营养结构之间由于长期相互适应和协同进化，产生了一系列独特的相互关系，选择压力将对害虫和寄生蜂的抗性演化规律与机制产生影响，但由于寄生蜂具有与植食性昆虫不同的生物学及生态学特性，杀虫剂及食物(或寄主昆虫)、植物次生物质及气候等因子对害虫和天敌抗性演化的影响作用也是不同的，从生态毒理学的角度来探讨寄生蜂的抗性演化就显得尤为重要。除存在体外杀虫剂对寄生蜂的直接汰选因素外，寄主昆虫体内杀虫剂、寄主昆虫取食不同种的植物以及田间气候条件都可能成为对寄生蜂的选择压力，影响寄生蜂的抗性演化。相对于植食性昆虫而言，植物次生物质等选择压力对寄生蜂(或捕食性昆虫)的影响是次生的。尽管寄生蜂通常难于在田间常规的防治剂量下存活下来，但由于能够存活下来的寄生蜂所面临的选择压力比寄主昆虫更温和，因此总的来说，迄今田间监测的寄生蜂抗性水平明显低于植食性害虫。寄生蜂的抗药性机制是与植食性害虫相同或是相似，还是有其独特性，尚需进一步深入研究。

过分依赖化学农药的状况正在改变，但迄今也没有可以完全取代化学防治的方法。需要对害虫和天敌的抗性机制进行深入的比较研究，从靶标差异的机制上，寻找、开发和使用保护天敌的选择性杀虫剂，以减少对环境的污染。应通过研究寄生蜂的生物学特性及抗性潜能，选择容易产生抗性或具有良好抗性稳定性的天敌种类进行培育并用于生物防治。应从植物-植食性昆虫-寄生蜂三级营养结构的层面上探索寄生蜂抗性演化机制与规律，从着眼于创造一个不利于害虫发生而有利于天敌昆虫发挥控制作用的生态系统的角度考虑 IPM 的实施，以保护生物多样性及维护可持续发展战略。

参考文献(References)

Ahmad S，Brattsten LB，Mallin CA，1986. Enzymes involved in the metabolism of plant allelochemicals. In：Brattsten LB，Ahmad S eds. Molecular Aspects of Insect Plant Associations. New York：Plenum Press. 73 – 152.

Baker JE，1995. Stability of malathion resistance in two hymenopterous parasitoids. *J. Econ. Entomol*.，88 (2)：232 – 236.

Baker JE，Fabrick JA，Zhu KY，1998. Characterization of esterases in malathion-resistant and susceptible strains of the pteromalid parasitoid *Anisopteromalus calandrae*. *Insect Biochem. Physiol*.，28 (12)：1 039 – 1 050.

Baker JE，Perez-Mendoza J，Beeman RW，1997. Inheritance of malathion resistance in the parasitoid *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera：Pteromalidae). *J. Econ. Entomol*.，90 (2)：304 – 308.

Baker JE，Weaver DK，Throne JE，Zettler JL，1995. Resistance to protectant insecticides in two field strains of the stored-product insect parasitoid *Bracon hebetor* (Hymenoptera：Braconidae). *J. Econ. Entomol*.，88 (3)：512 – 519.

Bell HA，Fitches EC，Down RE，Ford L，Marris GC，Edwards JP，Gatehouse JA，Gatehouse AM，2001. Effect of dietary cowpea trypsin inhibitor (CpTI) on the growth and development of the tomato moth *Lacanobia oleracea* (Lepidoptera：Noctuidae) and on the success of the gregarious ectoparasitoid *Eulophus pennicornis* (Hymenoptera：Eulophidae). *Pest Manag. Sci*.，57：57 – 65.

Brattsten LB，Wilkinson CF，Eisner T，1977. Herbivore-plant interaction：mixed function oxidases and secondary plant substances. *Science*，196：1 349 – 1 352.

Chiang FM，Sun CN，1991. Detoxifying enzymes and susceptibility to several

insecticides of *Apanteles plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) and *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae), parasitoids of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) larvae. *Environ. Entomol.*, 20(6): 1 687 – 1 690.

Chilcutt CF, Tabashnik BE, 1997. Host-mediated competition between the pathogen *Bacillus thuringiensis* and the parasitoid *Cotesia plutellae* of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Environ. Entomol.*, 26: 38 – 45.

Croft BA, 1977. Resistance in arthropod predators and parasites. In: Watson DL, Brown AW eds. Pesticide Management and Insecticide Resistance. New York: Academic Press. 337 – 393.

Croft BA, Brown AWA, 1975. Responses of arthropod natural enemies to insecticides. *Annu. Rev. Entomol.*, 20: 285 – 335.

Croft BA, Strickler K, 1983. Natural enemy resistance to pesticides: documentation, characterization, theory and application. In: Georghiou GP, Saito T eds. Pest Resistance to Pesticides. New York: Plenum Press. 669 – 702.

El-Ghar GES, El-Sayed AM, 1992. Long-term effects of insecticides on *Diaeretiella rapae* (M'Intosh), a parasite of the cabbage aphid. *Pestic. Sci.*, 36: 109 – 114.

Feng HT, Wang TC, 1984. Selectivity of insecticide to *Plutella xylostella* (L.) and *Apanteles plutellae* Kurd. *Plant Prot. Bull.*, 26: 275 – 284.

Feng T, Peng Y, Liu FX, Fang M, Wang YC, 2002. Progress in pesticides resistance of natural enemies of pests. *Natural Enemies of Insects*, 24 (4): 180 – 184.[冯涛,彭宇,刘凤想,方满,王荫长,2002. 昆虫天敌抗药性研究进展. 昆虫天敌,24(4): 180 – 184]

Georghiou GP, 1986. The magnitude of the resistance problem. In: National Research Council ed. Pesticide Resistance: Strategies and Tactics for Management. Washington, D.C.: National Academy Press. 14 – 43.

Gu DJ, Yu ME, Hou RH, Li ZH, 1991. The effects of sublethal doses of insecticides on the foraging behaviour of parasitoids, *Diaeretiella rapae* (Hym., Braconidae). *Acta Ecol. Sin.*, 11 (4): 324 – 330. [古德就,余明恩,侯任环,李哲怀,1991. 农药亚致死剂量对菜蚜茧蜂搜索行为影响的研究. 生态学报,11(4): 324 – 330]

Haynes KF, 1988. Sublethal effects of neurotoxic insecticides on insect behaviour. *Ann. Rev. Entomol.*, 33: 149 – 168.

Hoy MA, 1993. Biological control in US agriculture: back to the future. *Am. Entomol.*, 39: 140 – 150.

Kalule T, Wright DJ, 2002. Tritrophic interactions between cabbage cultivars with different resistance and fertilizer levels, cruciferous aphids and parasitoids under field conditions. *Bulletin of Entomological Research*, 92: 61 – 69.

Langer A, Stilmant D, Verbois D, Hance TH, 1997. Seasonal activity and distribution of cereal aphid parasitoids in Belgium. *Entomophaga*, 42: 185 – 191.

Li YX, Liu SS, 2001. Effects of insecticides on parasitoids. *Entomological Knowledge*, 38(1): 26 – 30. [李元喜,刘树生,2001. 杀虫剂对拟寄生昆虫的影响. 昆虫知识,38(1): 26 – 30]

Li YX, Liu SS, Liu YQ, 2002a. Effects of host insecticide resistance on the biological characteristics of *Cotesia plutellae*. *Acta Entomol. Sin.*, 45 (4): 459 – 464.[李元喜,刘树生,刘银泉,2002a. 寄主抗药性对菜蛾绒茧蜂生物学特性的影响. 昆虫学报,45(4): 459 – 464]

Li YX, Liu SS, Tang ZH, 2002b. The effect of host insecticide resistance on the development of resistance to fenvalerate in *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Entomol. Sin.*, 45(5): 579 – 602. [李元喜,刘树生,唐振华,2002b. 寄主抗药性对菜蛾绒茧蜂抗药性发展的影响. 昆虫学报,45(5): 579 – 602]

Li X, Liu SS, Wang D, 2002. Effects of host plant on the host-selection behavior of *Diadegma semiclausum*. *Chinese Journal of Biological Control*, 18 (4): 145-148. [李欣,刘树生,王栋,2002. 寄主植物对半闭弯尾姬蜂寄主选择行为的影响. 中国生物防治,18(4): 145 – 148]

Loke WH, Heng CK, Basirun N, Mardi AR, 1992. Non-target effects of neem (*Azadirachta indica* A. Juss) on *Apanteles plutellae* Kurd., cabbage, sawi and padi. In: Ooi PAC, Lim GS, Teng PS eds. Proceedings of the 3rd International Conference on Plant Protection in the Tropics. Selangor, Malaysia: Malaysian Plant Protection Society. No. 2: 108 – 110.

McDougall C, Philogène BJR, Arnason JT, Donskov N, 1988. Comparative effects of two plant secondary metabolites on host-parasitoid association. *J. Chem. Ecol.*, 14 (4): 1 239 – 1 252.

Mullin CA, 1986. Adaptive divergence of chewing and sucking arthropods to plant allelochemicals. In: Brattsten LB, Ahmad S eds. Molecular Aspects of Insect-Plant Associations. New York: Plenum Press. 175 – 183.

OEPP/EPPO, 2003. Environmental risk assessment scheme for plant protection products. Chapter 9: Non-target terrestrial arthropods. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 33: 131 – 139.

Ooi PAC, 1990. Role of parasitoids in managing diamondback moth in Cameron Highland. Abstracts of the Second Workshop on the Management of Diamondback Moth and Other Crucifer Pests. Asian Vegetable Resistance and Development Center. Dec. 10 – 14, Taiwan.

Perez-Mendoza J, Fabrick JA, Zhu KY, Baker JE, 2000. Alteration in esterase are associated with malathion resistance in *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Econ. Entomol.*, 93 (1): 31 037.

Rathman RJ, Johnson MW, Rosenheim JA, 1990. Carbamate and pyrethroid resistance in the leafminer parasitoid *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Econ. Entomol.*, 83 (6): 2 153 – 2 158.

Reitz SR, Trumble JT, 1996. Tritrophic interaction among linear furanocoumarins, the herbivore *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae), and the polyembryonic parasitoid *Copidosoma floridanum* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Environ. Entomol.*, 25: 1 391 – 1 397.

Saito T, Ikeda F, Ozawa A, 1996. Effect of pesticides on parasitoid complex of serpentine leafminer *Liriomyza trifolii* (Burgess) in Shizuoka Prefecture. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 42(2): 127 – 133.

Schuler TH, Potting RPJ, Denholm I, Poppy GM, 1999. Parasitoid behaviour and Bt plants. *Nature*, 400: 825 – 826.

Schuster DJ, Musgrave CA, Jones JP, 1979. Vegetable leafminer and parasite emergence from tomato foliage sprayed with oxamyl. *J. Econ. Entomol.*, 72: 2 208 – 2 210.

Souissi R, Rü BL, 1998. Influence of the host plant of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hemiptera: Pseudococcidae) on biological characteristics of its parasitoid *Apoanagyrus lopezi* (Hymenoptera:

Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research*，88：75－82.

Spollen KM，Hoy MA，1992. Genetic improvement of an arthropod natural enemy: relative fitness of a carbaryl-resistant strain of the California red scale parasite *Aphytis melinus* DeBach. *Biol. Control*，2：87－94.

Tang ZH，Huang G，1980. Insecticide Resistance in Agricultural Pests. Beijing: Agriculture Press.［唐振华，黄刚，1980. 农业害虫抗药性. 北京：农业出版社］

Terriere LC，1984. Induction of detoxication enzymes in insects. *Annu. Rev. Entomol.*，29：71－88.

Vass E，Nappi AJ，Carton Y，1993. Comparative study of immune competence and host susceptibility in *Drosophila melanogaster* parasitized by *Leptopilina boulardi* and *Asobara tabida*. *J. Parasitol.*，79（1）：106－112.

Verkerk RHJ，Wright DJ，1997. Field-based studies with the diamondback moth tritrophic system in Cameron Highlands of Malaysia: implications for pest management. *Int. J. Pest Manag.*，43（1）：27－33.

Wu G，Jiang SR，2003a. Resistance mechanisms to methamidophos and methomyl in the parasitoid *Diaeretiella rapae*（M'Intosh）. *Acta Entomol. Sin.*，46（3）：292－298.［吴刚，江树人，2003a. 菜蚜茧蜂对甲胺磷和灭多威的抗性机制. 昆虫学报，46（3）：292－298］

Wu G，Jiang SR，2003b. Effects of temperature on the acetylcholinesterase sensitivity to insecticide in some species of pests and their parasitoids. *Chinese Journal of Pesticide Science*，5(4)：85－87.［吴刚，江树人，2003b. 温度对几种菜田害虫和天敌乙酰胆碱酯酶敏感性影响的研究. 农药学学报，5(4)：85－87］

Wu G，Jiang SR，2003c. Effects of synergisms on insecticide susceptibility and detoxification enzyme in a field population of parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Acta Phytophylacica Sinica*，30(4)：418－422.［吴刚，江树人，2003c. 增效剂对菜蚜茧蜂杀虫剂敏感性的影响. 植物保护学报，30(4)：418－422］

Wu G，Jiang SR，2004a. Susceptibility to insecticides and enzymatic characteristics in the parasitoid *Apanteles plutellae* Kurdj.（Hymenoptera: Braconidae）and its host *Plutella xylostella*（L.）（Lepidoptera: Yponomeutidae). *Acta Entomol. Sin.*，47(1)：25－32 (in English).［吴刚，江树人，2004a. 菜蛾绒茧蜂和小菜蛾对杀虫剂的敏感性及酶学特性的比较研究. 昆虫学报，47(1)：25－32］

Wu G，Jiang SR，2004b. Seasonal dynamics of the resistance to organophosphorus insecticides and its biochemical mechanism in *Plutella xylostella*（L.）. *Acta Ecol. Sin.*，24(4)：706－710.［吴刚，江树人，2004b. 小菜蛾有机磷抗性季节性变化及毒理机制研究. 生态学报，24(4)：706－710］

Wu G，Zhao SX，You MS，Jiang SR，2002. Correlated change of acetylcholinesterase sensitivity between *Plutella xylostella* and its parasitoid *Apanteles plutellae*. *Acta Entomol. Sin.*，45(5)：623－628.［吴刚，赵士熙，尤民生，江树人，2002. 小菜蛾及菜蛾绒茧蜂乙酰胆碱酯酶敏感性的相关变化. 昆虫学报，45(5)：623－628］

Wu MX，You MS，2002. Investigations on natural enemies of diamondback moth in the suburbs of Fuzhou. *Entomological Journal of East China*，11(1)：25－28.［吴梅香，尤民生，2002. 福州郊区小菜蛾天敌种类调查. 华东昆虫学报，11(1)：25－28］

Wright DJ，Verkerk RHJ，1995. Integration of chemical and biological control systems for arthropods: Evaluation in a multitrophic context. *Pestic. Sci.*，44：207－218.

Xu FC，Chen ZL，Wu YH，Zou JF，2000. Studies on effectiveness of avermectin to *Plutella xylostella* and its effects to farmland community structure of pests and their enemies. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*，12(2)：92－96.［许方程，陈再廖，吴永汉，邹剑蜂，2000. 齐螨素(Avermectin)对菜蛾的防效及菜田害虫-天敌群落结构的影响. 浙江农业学报，12(2)：92－96］

Yang YZ，Shao YD，Qian K，Ren L，Yu YS，2002. Effect of different control methods on natural enemies in cotton field. *Chinese Journal of Biological Control*，18(3)：111－114.［杨益众，邵益栋，钱坤，任璐，余月书，2002. 不同控制措施对棉田害虫天敌的影响. 中国生物防治，18(3)：111－114］

Ying SH，1988. Contact toxicity of some insecticides to certain hymenopterous parasitoids. *Acta Entomol. Sin.*，31(1)：20－25.［应松鹤，1988. 某些杀虫剂对数种寄生蜂的触杀活性. 昆虫学报，31(1)：20－25］

Zhu SX，Zou F，1993. Effects of the insect growth regulator cascade on several parasitic wasps. *Entomological Knowledge*，30(3)：166－169［朱树勋，邹丰，1993. 昆虫生长调节剂——卡死克(cascade)对几种寄生天敌效应的研究. 昆虫知识，30(3)：166－169］

Zhu YC，Dowdy AK，Baker JE，1999a. Differential mRNA expression levels and gene sequences of a putative carboxylesterase-like enzyme from two strains of the parasitoid *Anisopteromalus calandrae*（Hymenoptera: Pteromalidae). *Insect Biochem. Molec. Biol.*，29：417－425.

Zhu YC，Dowdy AK，Baker JE，1999b. Detection of single-base substitution in an esterase gene and its linkage to malathion resistance in the parasitoid *Anisopteromalus calandrae*（Hymenoptera: Pteromalidae). *Pestic. Sci.*，55：398－404.

（责任编辑：黄玲巧）